Rev. Écol. Biol. Sol, 1980, **17** (3) : 307-325.

Influence de l'épaisseur de la litière et du type de sol sur les processus de biodégradation des feuilles de hêtre

PAR

A. T. MARTINEZ *, C. MONTES *, F. TOUTAIN **
et F. MANGENOT ***

Centre de Pédologie Biologique du C.N.R.S., Vandœuvre-lès-Nancy (France)

INTRODUCTION

Un même matériel végétal initial peut évoluer de façon différente suivant le type de sol sur lequel il tombe. TOUTAIN (1974) a montré que, dans l'Est de la France, des feuilles de hêtre pouvaient évoluer rapidement avec constitution d'un mull à litière peu épaisse ou bien s'intégrer lentement au sol et constituer un moder à litière épaisse. Le processus de décomposition des feuilles de hêtre *(Fagus crenata)* et la participation et l'évolution de la microflore de la litière ont été étudiés par SAITO (1956, 1958, 1960, 1965 et 1966).

Les conditions pédoclimatiques qui règnent au sein du matériel organique jouent un rôle important dans l'orientation et l'activité de la microflore et dans les résultats de la biodégradation, comme l'ont montré BONNEAU *et al.* (1964), sur des sciures de hêtre, et MIN SRENG (1977), en utilisant des monolithes de sol et litière. Tant le type de sol, avec ses caractéristiques de perméabilité, comme l'épaisseur de la litière, incidant sur sa capacité de rétention et de conservation de l'eau, présentent une très grande influence sur les conditions d'humidité, et au même temps d'aération, existantes au sein de la litière. Le sol exerce aussi une influence de type biologique sur la litière

* Adresse actuelle : Instituto « Jaime Ferrán » de Microbiología, C. S. I. C., Joaquín Costa 32, Madrid-6 (Espagne).

** Centre de Pédologie Biologique, C. N. R. S., 17, rue Notre-Dame-des-Pauvres, Vandœuvre-les-Nancy (France).

*** Laboratoire de Botanique et de Microbiologie, Université de Nancy I (France).

Reçu le 10-3-80.

sur-jacente. Quand la biodégradation des feuilles est accélérée il y a une diminution de l'épaisseur de la litière qu'incide à son tour sur la biodégradation en modifiant l'équilibre microbien avec le développement de populations qui sont favorisées par les nouvelles conditions microclimatiques.

Dans notre étude nous avons repris l'utilisation des monolithes (MIN SRENG, 1977), mais cette fois sur le terrain, car ils permettent de suivre quantitativement la décomposition des feuilles et de combiner des différents types de sols et de litières et nous avons analysé la biodégradation sur deux des sols étudiés par TOUTAIN (1974), qui constituent des modèles d'humifications divergentes sous des conditions de climat et de végétation identiques et sur le même type de roche mère, qui varie uniquement dans sa teneur en fer. Nous cherchions à connaître qu'elle était l'influence des facteurs cités, c'est-à-dire le type de sol et l'épaisseur de la litière, sur l'orientation et la conservation de types divergentes dans la biodégradation et humification des litières.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les stations et les sols étudiés ont été décrits par TOUTAIN (1974). On a utilisé des monolithes de sol non perturbé (dans des tubes de 15 cm de diamètre et de 30 cm de haut) prélevés dans un sol brun (A_1 du mull) ou dans un podzol (A_1 du moder). Ces monolithes ont été placés dans la station à sol brun le 1-12-1977 et couverts par deux sortes de couches de feuilles récoltées dans la station à moder et séparées par un tissu nylon à mailles d'1 mm (Fig. 1). La couche inférieure provenait des litières âgées de plus d'un an et correspondait à un poids sec (40° C) soit de 3.7 g (la plus faible épaisseur) soit de 12.3 g (la plus forte épaisseur). La couche supérieure provenait de la litière âgée de moins d'un an et n'a pas fait l'objet d'analyse.

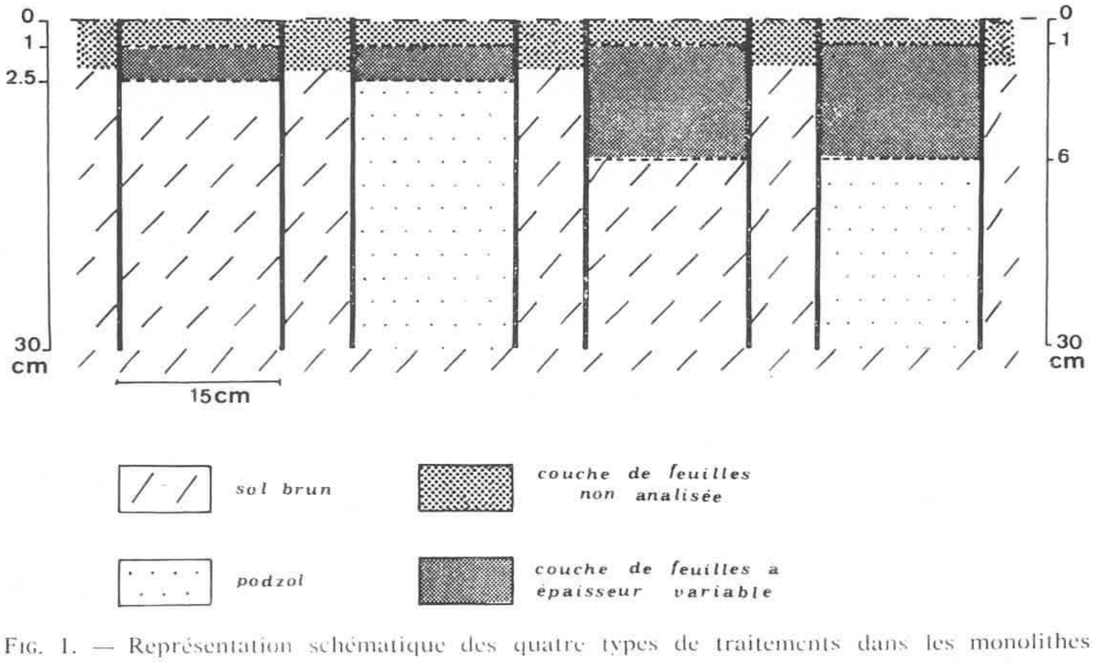

FIG. 1. — Représentation schématique des quatre types de traitements dans les monolithes de sol et litière (l'épaisseur des couches de litière dans la figure est volontairement exagérée). Les différentes couches sont séparées par des tissus de nylon à mailles de 1 mm et la surface des monolithes enfoncés dans le sol est couverte par un filet de nylon à mailles de 2 cm.

A. Conduite des analyses.

On a analysé quatre traitements différents : faible ou forte épaisseur de feuilles placée sur des monolithes de sol brun ou de podzol. Au début de l'expérience nous avons étudié les feuilles utilisées dans la préparation des monolithes et celles de la station du sol brun à mull. Nous avons réalisé deux prélèvements de monolithes : le premier 3 mois et demi (14-3-1978) et le deuxième 7 mois (22-6-1978) après le début. A l'occasion de chaque prélèvement nous avons étudié 3 monolithes pour chacun des traitements et au même temps nous avons aussi analysé les feuilles de la station à mull. Une partie de chaque monolithe a été utilisée pour les observations au microscope électronique à balayage ainsi que pour l'isolement des champignons par la technique de LAST (1955). Les feuilles des trois monolithes, correspondant à chaque traitement, ont été ensuite mélangées et broyées dans l'eau avec un broyeur à couteaux (donnant des particules de 0.064 mg de poids moyen). A partir de cette suspension, homogénéisée par agitation magnétique, ont a prélevé des échantillons pour la préparation des pellicules gélosées, des suspensions-dilutions ainsi que pour l'ensemencement des milieux à partir des particules foliaires lavées. Le reste a été centrifugé, le surnageant filtré et séché à 40° C jusqu'à poids constant. On a calculé les poids secs des échantillons prélevés pour les différentes analyses et les poids et les humidités initiaux. Sur ce matériel broyé on a fait les déterminations suivantes : taux de cendres (900° C), C et N (analyseur élémentaire), taux de cellulose (méthode de KURSCHNER-HOFFNER selon SELMI, 1975) et de « lignine » (COWLING, 1960 ; cette méthode appliquée aux feuilles brunes des litières comptabilise aussi les produits polyphénoliques colorés). Sur la fraction liquide obtenue après centrifugation, on a mesuré le taux de C au (Carmograph) et la densité optique à 280 nm.

B. Modalités analytiques.

— Observation au microscope de rondelles décolorées :

Dans chaque prélèvement de monolithes et pour chacun des traitements, vingt-quatre rondelles de feuille, d'un diamètre approximatif de 6 mm ont été décolorées avec H_2O_2 à 6 % dans NH_4OH à 2 %, puis colorées avec le bleu trypan à 0.05 % et observées au microscope optique.

— Observation au microscope électronique à balayage :

Des échantillons passés au point critique ont été observés au MEB (Cameca 07) après métallisation or-palladium.

— Estimation des longueurs mycéliennes sur pellicules gélosées :

On a utilisé la technique de JONES et MOLLISON (1948) modifiée par THOMAS *et al.* (1965) et on fait les observations au microscope à contraste de phase (FRANKLAND, 1974).

— Ensemencement de particules de feuilles lavées :

Chaque échantillon a été lavé 40 fois avec une solution stérile de Tween 80 à 0.01 % et les particules ont été séchées à 37° C puis ensemencées sur le milieu de PAPAVIZAS et DAVEY (1959) et sur le milieu à la cellulose décrit ci-dessous.

— Ensemencement à partir de suspensions-dilutions :

Les suspensions ont été préparées avec de la solution de Ringer additionnée de Tween 80 à 0.01 % et ensemencées sur des milieux pour les déterminations suivantes :

1) bactéries totales : peptone 10 g, glucose 5 g, extrait de levure 3 g, extrait de sol (POCHON et TARDIEUX, 1962) 50 ml, gélose 15 g et eau 950 ml (pH de 7.4),

2) bactéries Gram — : milieu pour bactéries totales additionné de cristal violet (2 ppm),

3) bactéries sporulées : milieu pour bactéries totales ensemencé avec des suspensions-dilutions portées pendant 10 minutes à une température située entre 80° C et 90° C,

4) champignons : DPYA (PAPAVIZAS et DAVEY, 1959),

5) cellulolytiques : KH_2PO_4 1 g, $MgSO_4.7\ H_2O$ 0.5 g, NaCl 0.5 g, $FeSO_4$ 0.01 g, $MnSO_4$ 0.01 g, NH_4NO_3 0.3 g, gélose 20 g et 1 000 ml de suspension aqueuse contenant 10 g de cellulose en poudre pour chromatographie (Düren, MN 300) solubilisée par H_2SO_4 à 50 %, puis précipitée par KOH 20 % et dialysée jusqu'à pH final de 7.6,

6) chitinolytiques : milieu décrit par OKAFOR (1967) préparé à partir de 15 g de chitine de crustacé (Sigma, C-3132) broyée, solubilisée par H_2SO_4 à 50 %, filtrée, précipitée par KOH 20 % et dialysée jusqu'à pH neutre.

Tous les milieux ont été incubés à 25° C.

Toutes les souches de champignons qui n'ont pas sporulé sur Czapek-Dox ou sur l'extrait de malt gélosé (RAPER et THOM, 1968), ont été considérées comme stériles.

Pour comparer les compositions des communautés fongiques des différents échantillons on a calculé leurs affinités selon la formule suivante :

$$\text{affinité entre A et B} = 100 - \frac{\sum_{i=1}^{n} | P_{iA} - P_{iB} |}{2}$$

où P_{iA} et P_{iB} représentent les abondances relatives de chacun des n genres dans les échantillons A et B. Les affinités ont été représentées dans des dendrogrammes construits par la méthode centroïde de WILLIAMS *et al.* (1966).

II. — RÉSULTATS

Dans le Tableau I ont été rassemblés les résultats des analyses physiques et chimiques faites sur les échantillons correspondant aux divers traitements. Ces données montrent l'amplitude de certaines variations saisonnières dans la litière du mull (C, N, C/N, C soluble et taux de cendres) et soulignent l'importance du taux de C soluble et l'intensité de sa coloration dans les litières du mull et dans celles qui s'en rapprochent le plus (sol brun ou podzol avec litière peu épaisse).

Les résultats des dénombrements de microorganismes, les pourcentages de particules lavées colonisées par des champignons et par des microorganismes cellulolytiques, les longueurs mycéliennes et les pourcentages de mycélium coloré par le bleu d'aniline pheniqué (estimation du mycélium hyalin vivant), sont indiqués dans le Tableau II.

La Fig. 2 (a-f) montre les fructifications les plus abondantes sur les rondelles de feuille. Les pycnides d'*Asteromella* (Fig. 2 a) sont très caractéristiques de la station à mull et plus abondants sur la partie supérieure des feuilles. Les ascocarpes de *Schizothyrium perexiguum* (Fig. 2 b) sont très souvent placés sur les nervures des feuilles. La fréquence des fructifications de *Discosia* (Fig. 2 c), très souvent pleines de conidies, augmente avec la durée de l'expérience.

La Fig. 3 (a-f) montre des images obtenues par microscopie électronique à balayage sur des feuilles de la station à mull. On peut voir trois stades du processus de décomposition des feuilles de hêtre (Fig. 3 a, c et e). On trouve des boucles nombreuses (Fig. 3 f) et, quelquefois, des basides (Fig. 3 d). Une

TAB. I

Évolution des caractéristiques physiques et chimiques des feuilles et extraits de feuilles des divers prélèvements

	1-12-77		14-3-78					22-6-78				
			Sol brun		Podzol		Mull	Sol brun		Podzol		Mull
	Mull	Moder	f*	F*	f	F		f	F	f	F	
Perte de poids (%)	—	—	2,9	3,3	0,8	4,1	—	7,7	4,6	0	6,2	—
Humidité (eau/MS en %)	400	350	110	180	70	150	410	90	110	80	120	140
Taux de cendres (%)	23	10	20	19	20	15	17	15	20	22	27	16
C soluble (mg/g MS initiale)	n**	n	1,09	0,52	1,02	0,51	12,05	4,33	1,75	3,08	1,29	19,83
D.O. à 280 nm (1g MS initiale/100 ml)	n	n	0,121	0,063	0,161	0,058	2,778	0,667	0,163	0,306	0,118	4,882
D.O. à 280 nm (1mg C soluble/100 ml)	n	n	0,111	0,121	0,156	0,113	0,230	0,154	0,093	0,099	0,091	0,246
C (%)	38	48	42	42	44	40	43	46	47	43	42	47
N (%)	1,78	1,56	1,47	1,50	1,55	1,47	2,07	1,53	1,49	1,42	1,37	2,05
C/N	21	31	29	28	28	27	21	30	31	30	31	23
Cellulose (%)	9	15	12	10	12	11	12	13	12	12	12	12
« Lignine » (%)	31	46	44	45	45	41	39	46	45	44	40	42

* f : faible épaisseur ; F : forte épaisseur ; **n : non déterminé.

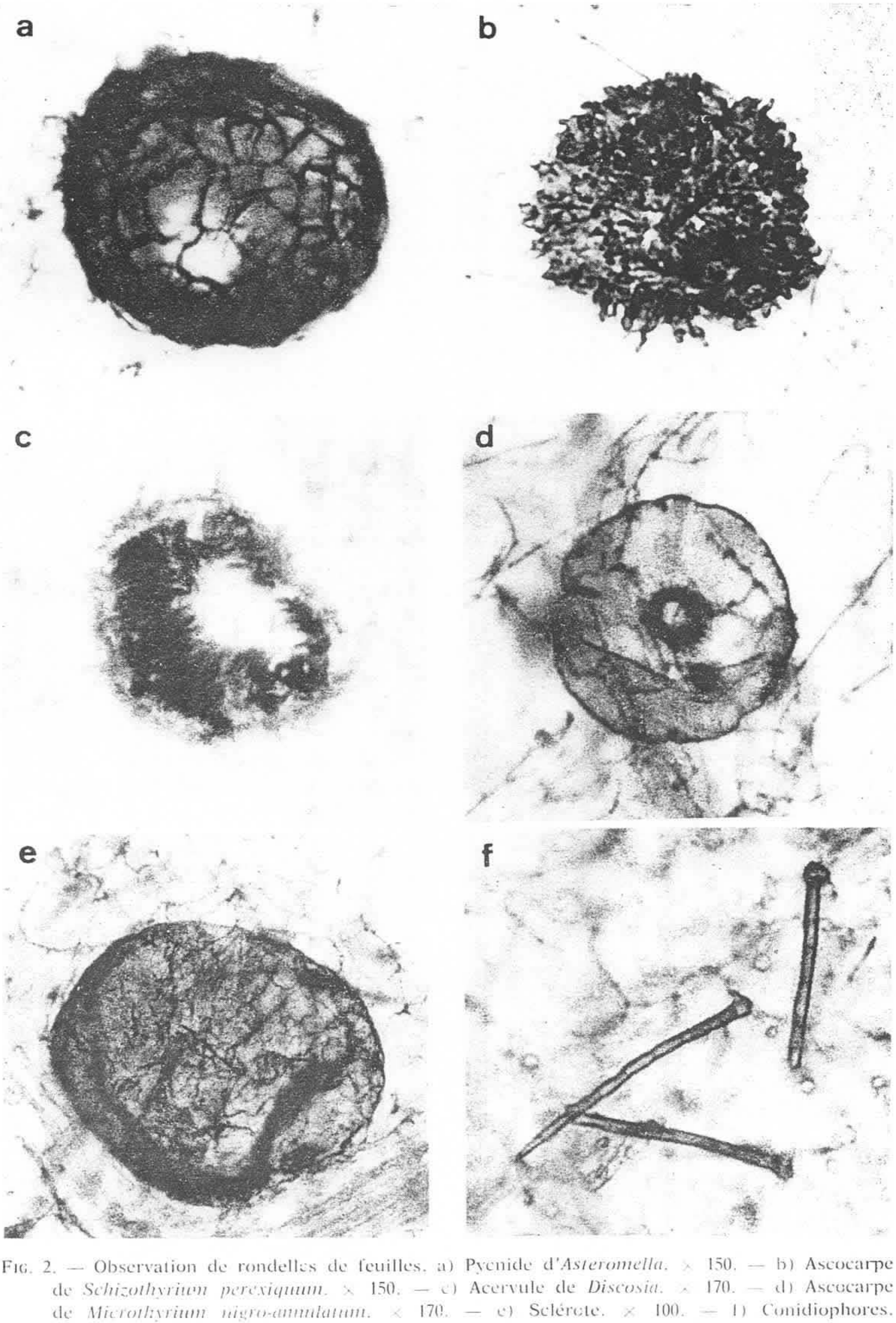

FIG. 2. — Observation de rondelles de feuilles. a) Pycnide d'*Asteromella*. × 150. — b) Ascocarpe de *Schizothyrium perexiguum*. × 150. — c) Acervule de *Discosia*. × 170. — d) Ascocarpe de *Microthyrium nigro-annulatum*. × 170. — e) Sclérote. × 100. — f) Conidiophores. × 150.

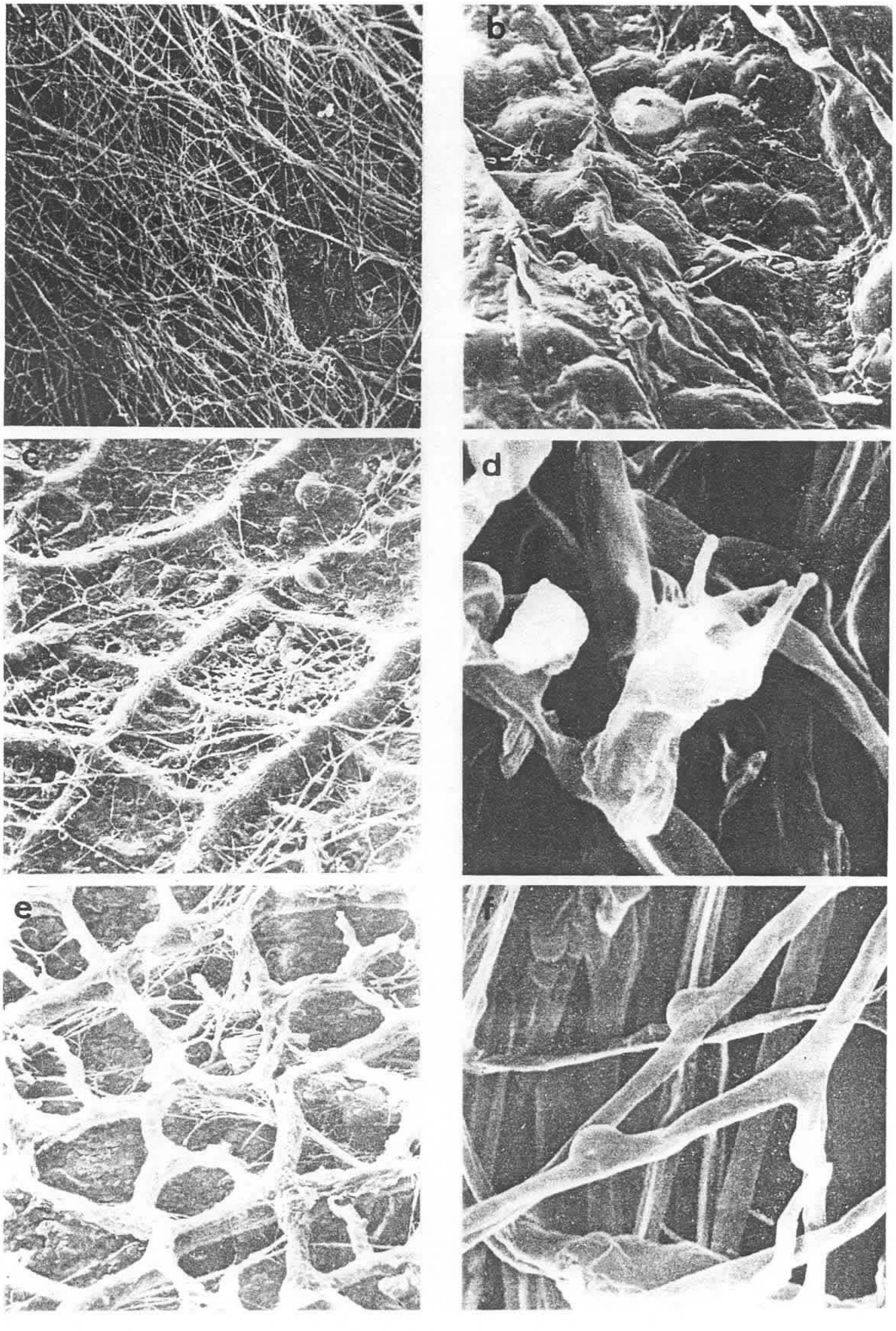

FIG. 3. — Feuilles de mull vues au MEB. a), c) et e) Trois stades du processus de décomposition. a) et c) × 100 et e) × 90. — b) Pycnides. × 200. — d) Baside. × 5000. — f) Mycélium bouclé. × 4000.

zone avec beaucoup des pycnides est visible dans la Fig. 3 b. Dans la Fig. 4 a-d on voit des bactéries sur les feuilles. Les amibes testacées sont abondantes dans les litières étudiées (Fig. 4 e), elles semblent attaquer la cuticule des feuilles en produisant des érosions (Fig. 4 f).

Dans les tableaux III à VI sont indiqués les genres de champignons les plus importants obtenus sur les différents milieux de culture, c'est-à-dire ceux qui ont été isolés sur chaque milieu de culture au moins à partir de deux échantillons et dont l'abondance relative atteint plus de 10 % dans au moins un échantillon. Les genres les moins importants sont réunis dans l'Appendice 1. L'Appendice 2 montre les espèces appartenant au genre *Penicillium*, le plus important des genres isolés. On a trouvé une forme voisine de la Serie du *Penicillium citrinum* mais dont la disposition des fructifications la rapproche de la Section Asymmetrica-Divaricata, qui sera prochainement décrite comme une nouvelle espèce. Dans les tableaux correspondants aux cellulolytiques (Tab. IV) et chitinolytiques (Tab. V) on a indiqué aussi l'abondance des bactéries et des actinomycètes. Parmi les genres cellulolytiques, *Alternaria, Paecilomyces, Penicillium, Phoma* et *Trichoderma* présentent les plus fortes activités.

III. — DISCUSSION

D'abord il faut souligner l'importance des variations saisonnières. Dans les monolithes, le nombre de bactéries augmente d'environ 30 fois de décembre à mars, mais à la fin de juin il est du même ordre de grandeur qu'au mois de décembre ; dans le mull en place, la variation est encore beaucoup plus remarquable avec une augmentation de presque 200 fois entre décembre et mars, les chiffres de la fin du mois de juin redevenant comparables ici aussi à ceux de décembre.

Bien que le deuxième prélèvement n'ait été réalisé que 7 mois après le début de l'expérience, les résultats montrent déjà des variations dans les types d'évolution, en conséquence les considérations suivantes se réfèrent à ce dernier prélèvement.

Les pertes de poids sont faibles mais elles atteignent les mêmes ordres de grandeur que celles rapportées par LOSSAINT (1959) et par SELMI (1975) dans les litières de hêtre (il faut noter que les feuilles utilisées dans la préparation des monolithes n'étaient pas des feuilles de l'année mais des feuilles entières ayant déjà séjourné un an sur le sol). La perte la plus forte correspond aux monolithes à litière peu épaisse sur sol brun (7.7 %) et à ceux à litière épaisse sur podzol (6.2 %). Le taux de cendres augmente au cours de l'expérience ; le chiffre le plus élevé est obtenu dans les monolithes à litière épaisse sur podzol (ce qui y indique une forte activité de la pédofaune) est le chiffre le plus faible, comparable à celui trouvé dans le mull, provient des monolithes à litière peu épaisse sur sol brun. La teneur en C de la fraction soluble et sa D.O. à 280 nm augmente du premier au deuxième prélèvement. Les teneurs en cellulose, « lignine », C et N et le rapport C/N diminuent très légèrement au cours de l'expérience.

En fin d'expérience, les feuilles des monolithes sur sol brun présentent les taux de C, N, « lignine » et les longueurs mycéliennes les plus élevées

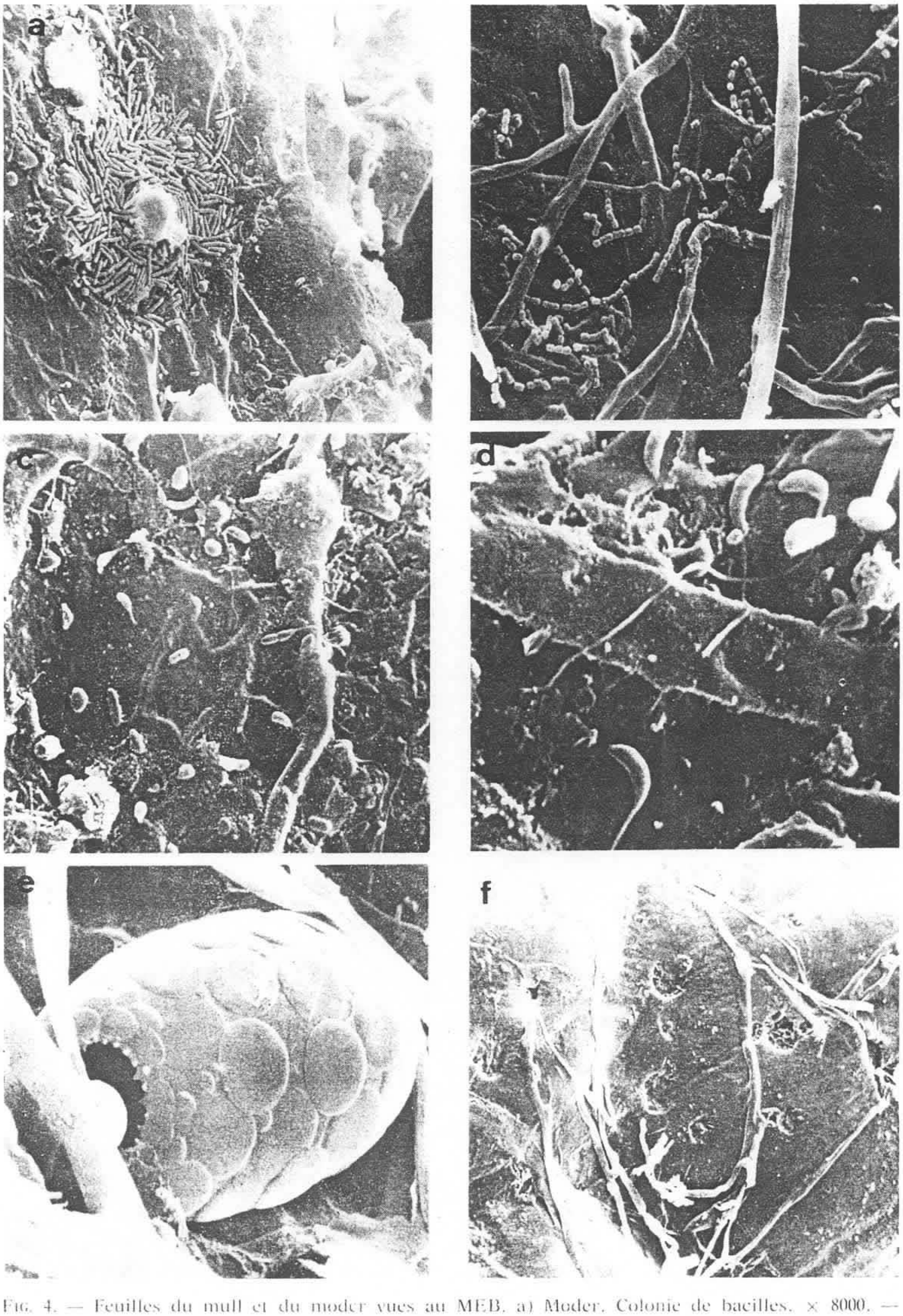

FIG. 4. — Feuilles du mull et du moder vues au MEB. a) Moder. Colonie de bacilles. × 8000. — b) Mull. Chaines de bactéries. × 2000. — c) et d) Moder. Les images suggèrent des bactéries pédiculées, c) × 7000 et d) × 14000. — e) Amibe testacée × 4000. — f) Erosions, probablement produites par les amibes testacées. × 1000.

tandis que les feuilles des monolithes sur podzol ont les taux de cendres les plus élevés.

Avec les monolithes à litière peu épaisse, que ce soit sur sol brun ou sur podzol, on obtient des teneurs plus élevées en C soluble, avec une forte D.O. à 280 nm, un nombre plus grand de bactéries totales, de Gram —, de sporulées, de champignons, d'organismes cellulolytiques, chitinolytiques et un plus fort pourcentage de mycélium coloré, surtout sur le sol brun, qu'avec les monolithes à litière épaisse.

Par ces caractéristiques foliaires physiques et chimiques, les traitements qui montrent la similitude la plus grande correspond aux monolithes à litière épaisse, qu'ils soient sur sol brun ou sur podzol. Les feuilles des monolithes à litière peu épaisse sur sol brun sont les plus proches de celles du mull naturel, bien que celles-ci présentent bien souvent des caractéristiques (teneur en C soluble, D.O. à 280 nm, etc.) beaucoup plus affirmées.

En ce qui concerne les caractéristiques microbiologiques globales (Tab. II), les similitudes les plus fortes s'observent entre les litières peu épaisses, que ce soit sur sol brun ou sur podzol, elles sont moins fortes dans les litières épaisses. Les feuilles des monolithes à litière peu épaisse sont les plus proches de celles du mull ; le matériel foliaire sur sol brun présente les plus fortes longueurs mycéliennes et les pourcentages de mycélium coloré les plus élevés (bien que restant inférieurs à ceux obtenus dans le mull). C'est pourtant dans la litière du mull que l'on obtient, au mois de juin, le nombre le plus bas de champignons (suspensions-dilutions et particules lavées), probablement à cause de la compétition ou de l'inhibition exercées par les basidiomycètes de pourriture blanche sur des moisissures (Bonneau *et al.*, 1964).

Les affinités entre les communautés fongiques correspondants aux différents traitements et au mull naturel (Tab. III) sont indiquées dans le Tableau VII. Dans les divers traitements, l'affinité la plus grande correspond aux monolithes à litière épaisse (76.5 %), elle est aussi forte entre les litières des monolithes sur podzol (74.5 %). Quand on considère les affinités avec le matériel issu du mull en place, et conformément à ce que montraient les caractéristiques physiques, chimiques et microbiologiques globales, ce sont les feuilles provenant des monolithes à litière peu épaisse qui s'en rapprochent le plus (83.5 %), celles provenant des monolithes à litière épaisse sur podzol en restant tout de même assez proches (82 %). Ces affinités sont représentées dans le dendrogramme de la Fig. 5, qui montre deux groupes : le premier est formé par le mull et les monolithes à litière peu épaisse sur sol brun et le deuxième par le reste (à l'intérieur de ce deuxième groupe les monolithes à litière épaisse sont groupés ensemble).

Au mois de juin le genre *Penicillium* est le champignon le plus abondant dans le matériel foliaire des monolithes et dans celui du mull. Il présente les pourcentages les plus élevés dans les feuilles des monolithes à litière peu épaisse sur sol brun (77 % par suspensions-dilutions et 92 % des particules lavées), puis dans les feuilles du mull (69 % et 60 %) et en troisième place dans les feuilles des monolithes à litière épaisse sur podzol (60 % et 49 %). Parmi les espèces de ce genre (cf. Appendice 2) seulement 4 espèces présentent des abondances relatives importantes : *P. citrinum*, isolé à partir de

TAB. II

Dénombrements de microorganismes (millions/g poids sec), pourcentages de particules lavées colonisées par des microorganismes cellulolytiques et par des champignons, longueurs mycéliennes (m/g poids sec) et pourcentages de mycélium coloré dans les divers prélèvements

	1-12-77		14-3-78					22-6-78				
			Sol brun		Podzol		Mull	Sol brun		Podzol		Mull
	Mull	Moder	f	F	f	F		f	F	f	F	
Bactéries totales	25	12	286	316	611	295	4 779	40	6,4	30	4,6	31
Bactéries Gram -	20	2,7	4,5	43	12	30	212	14	3,1	8,6	3,2	8,4
Bactéries sporulées	0,0	0,1	0,9	1,2	1,4	1,2	2,7	0,3	0,1	0,1	0,1	0,0
Champignons	0,3	0,1	3,2	4,0	2,9	2,4	9,7	0,7	0,2	0,5	0,3	0,1
Cellulolytiques	n	n	4,6	1,4	4,1	6,3	2,6	1,1	0,4	0,9	0,1	0,1
Chitinolytiques	0,0	0,2	43	21	24	44	259	2,9	0,8	2,8	1,7	4,3
Champignons %	17	63	92	72	70	60	87	96	90	92	82	56
Cellulolytiques %	n	74	60	41	71	57	50	89	73	70	69	44
Longueur mycélienne	2 010	2 150	1 760	2 140	1 730	2 270	2 430	3 070	2 640	2 160	1 950	3 980
Mycélium coloré	38	25	28	27	21	33	24	30	25	26	15	35

TAB. III

Abondances relatives des principaux genres de champignons isolés soit par suspensions-dilutions soit à partir des particules lavées (parenthèse) des divers prélèvements

	1-12-77		14-3-78					22-6-78				
			Sol brun		Podzol		Mull	Sol brun		Podzol		Mull
	Mull	Moder	f	F	f	F		f	F	f	F	
Alternaria	—	(6)	6(4)	15(5)	13	18(3)	(2)	—	3(4)	(5)	—	—
Aspergillus	4	3(4)	3	5	26	—	—	—	—	—	—	—
Beauveria	—	—	—	20(28)	(3)	(3)	—	—	—	—	—	—
Cladosporium	—	3	(10)	—	—	—	—	1	13(6)	1	2(11)	1(4)
Menisporella	—	—	(2)	—	3(11)	(6)	—	—	3	—	—	—
Mortierella	—	12(18)	6	—	3	—	—	—	—	9(2)	(5)	6(8)
Paecilomyces	38(18)	25(6)	34(10)	10(5)	13(6)	9(6)	90(67)	—	10(13)	22(2)	14(3)	1
Penicillium	1(18)	26(32)	30(44)	5(28)	33(24)	27(45)	7(6)	77(92)	44(49)	45(54)	60(49)	69(60)
Phoma-like	—	1	6	20	(9)	—	—	—	6	1(2)	—	—
Stérile brun	—	6		—	—	9	—	14	—	—	—	—
Trichoderma	38(53)	9(18)	7(22)	15(18)	2(17)	11(18)	2(18)	7(2)	14(13)	1(10)	18(16)	11(8)

TAB. IV

Abondances relatives des principaux genres de champignons et des actinomycètes cellulolytiques isolés soit par suspensions-dilutions soit à partir des particules lavées (parenthèse) des divers prélèvements (les résultats du premier prélèvement sont uniquement de type qualitative)

	1-12-77		14-3-78					22-6-78				
			Sol brun		Podzol		Mull	Sol brun		Podzol		Mull
	Mull	Moder	f	F	f	F		f	F	f	F	
Acremonium	—	—	—	(4)	7	(2)	—	—	—	12	3	—
Alternaria	+	+	—	—	—	—	—	(2)	—	(2)	—	(5)
Arthrinium	—	—	7	(9)	20	(2)	—	—	—	—	—	—
Chrysosporium	—	—	2(3)	1(13)	26	(9)	—	—	—	—	—	—
Geotrichum	—	—	7	—	2(3)	—	41(33)	—	—	—	(2)	7
Menisporella	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	14
Paecilomyces	—		—	—	26	—	55(6)		—	—	—	7
Penicillium	—		7(16)	15	(5)	27(26)	—	62(45)	28(24)	24(61)	(22)	(18)
Phoma-like	—	—	(19)	(9)	(5)	18	—	(2)	—	—	—	—
Stérile blanc	—	—	14	—	—	9	—	—	—	—	—	—
Stérile brun	—	—	(3)	—	—	(2)	—	(23)	(2)	—	(5)	—
Trichoderma	+(+)	+(+)	2(22)	(30)	7(13)	1(2)	3(44)	5(9)	15(7)	(15)	3(14)	29(32)
Actinomycètes	+	+(+)	47(35)	54(30)	13(61)	37(49)	(17)	21(5)	53(43)	53(15)	90(52)	(23)

TAB. V

Abondances relatives des principaux genres de champignons chitinolytiques (ainsi que des bactéries et des actinomycètes chitinolytiques) du deuxième et du troisième prélèvement

	14-3-78					22-6-78				
	Sol brun		Podzol		Mull	Sol brun		Podzol		Mull
	f	F	f	F		f	F	f	F	
Paecilomyces	14	4	—	18	10	9	4	—	3	—
Penicillium	42	—	62	9	5	12	4	—	6	3
Actinomycètes	10	80	1	36	—	18	41	40	43	12
Bactéries	34	16	26	36	85	54	51	51	48	84

TAB. VI

Principaux genres de champignons isolés par le technique de Last dans les divers prélèvements

	1-12-77		14-3-78					22-6-78				
			Sol brun		Podzol		Mull	Sol brun		Podzol		Mull
	Mull	Moder	f	f	f	F		f	F	f	F	
Aspergillus	—	+	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—
Mucor	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
Penicillium	—	+	+	+	+	+	—	+	+	+	—	+
Trichoderma	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

TAB. VII

Affinités entre les communautés fongiques obtenues par suspensions-dilutions dans le cas du dernier prélèvement

Sol brun	Podzol		Mull		
F	f	F			
56	58	71,5	83,5	f	Sol brun
	71	76,5	66,5	F	Sol brun
		74,5	70,5	f	Podzol
			82	F	Podzol

particules lavées provenant des monolithes à litière peu épaisse sur sol brun (27 %) et provenant du mull (16 %) ; *P. implicatum*, isolé par suspensions-dilutions à partir des feuilles des monolithes à litière épaisse sur podzol (32 %) ; une forme divariquée proche du *P. citrinum*, abondante dans tous les monolithes mais qui n'est pas abondante dans le mull ; et *P. brevicompactum*-*P. stoloniferum* (que nous avons considérés ensemble) très abondants dans les feuilles du mull (60 % par suspensions-dilutions et 28 % des particules lavées) et dans les feuilles des monolithes à litière peu épaisse sur sol brun (22 % et 33 %).

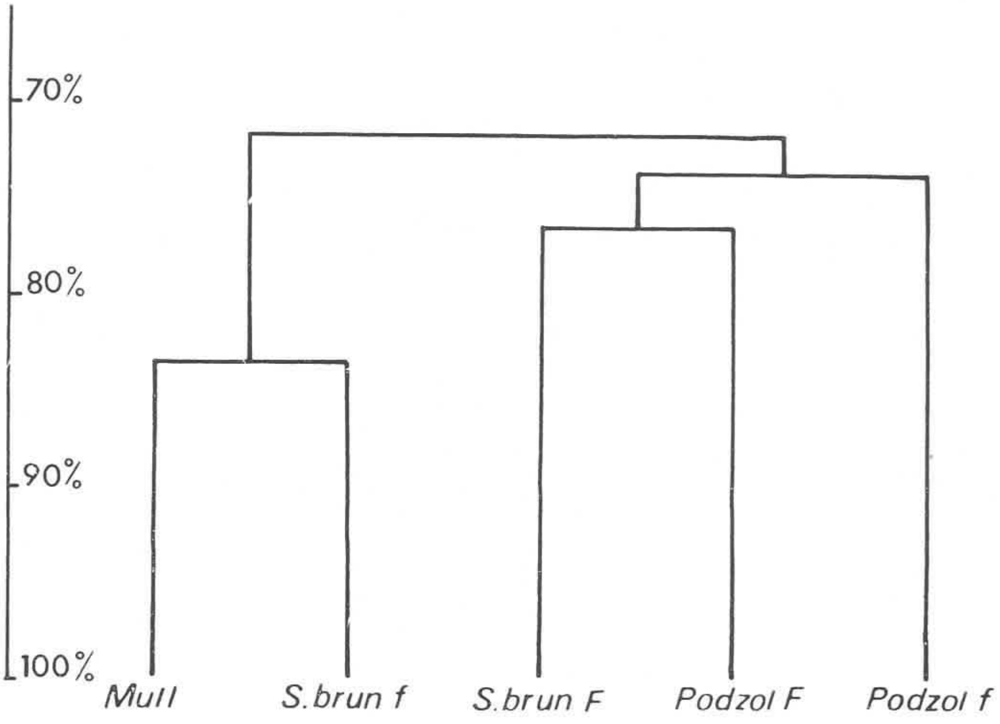

FIG. 5. — Dendrogramme des affinités entre les différentes communautés fongiques du dernier prélèvement, étudiées par suspensions-dilutions. F : forte épaisseur de litière et f : faible épaisseur de litière.

La répartition du genre *Paecilomyces* est remarquable. Dans les feuilles du mull et dans celles des monolithes à litière peu épaisse sur sol brun, s'il est le genre qui a la fréquence la plus grande dans le mois de mars (ce qui n'avait pas été constaté dans les études antérieures faites sur des litières de hêtre : SAITO, 1956 et MARTINEZ et RAMIREZ, 1979), il disparaît quasi totalement dans ces milieux à la fin du mois de juin.

Les actinomycètes chitinolytiques et cellulolytiques sont très abondants sauf dans les feuilles des monolithes à litière peu épaisse sur sol brun et dans celles du mull sur place.

En conclusion, les résultats obtenus coïncident avec ceux de BOCOCK *et al.* (1960) sur des feuilles de frêne. Ils montrent des similitudes dans les caractéristiques physiques, chimiques et microbiologiques du matériel foliaire des modèles à litière épaisse, et aussi des similitudes entre les feuilles du mull en place et celles des modèles à litière peu épaisse, tout particulière-

ment sur sol brun. Les litières commencent à évoluer différemment sous l'action des diverses conditions pédoclimatiques qui règnent en leur sein et dont l'influence est déterminante sur les populations de bactéries et de moisissures. Mais, à cause de la faible durée de l'expérience considérée (7 mois), il n'est pas encore possible de connaître l'incidence de ces variations pédoclimatiques sur les basidiomycètes de pourriture blanche qui jouent le rôle le plus important dans le processus de dégradation et d'humification de la litière. Un troisième prélèvement est prévu pour étudier l'évolution à plus long terme.

Résumé

L'influence de l'épaisseur de la litière et celle du type de sol sur la décomposition des feuilles de hêtre ont été étudiées en introduisant des quantités fortes ou faibles de feuilles sur des monolithes de sol (brun ou podzolique) conservés sur le terrain pendant 7 mois. Les caractéristiques physiques, chimiques et microbiologiques des feuilles évoluant dans ces conditions ont été comparées à celles d'une litière d'un sol brun à mull en station naturelle.

Les similitudes les plus fortes s'observent entre les feuilles des monolithes à litière épaisse, quelque soit le type de sol, et elles sont caractérisées par une faible solubilisation de matière organique, peu absorbante à 280 nm, et une microflore relativement peu abondante. L'évolution subie par les feuilles des monolithes à litière peu épaisse (et tout particulièrement celles situées sur sol brun) est la plus proche de celle des feuilles du mull en place, avec une forte solubilisation de matière organique, à densité optique élevée à 280 nm et des communautés fongiques proches dans lesquels les genres *Penicillium* et *Paecilomyces* occupent une place importante.

L'influence du type de sol sur la transformation des feuilles sus-jacentes est moins importante que celle de l'épaisseur de la litière et elle se manifeste surtout dans le cas des litières peu épaisses avec une longueur mycélienne importante et un taux de matière organique solubilisée, à forte densité optique à à 280 mn, élevé dans les feuilles des monolithes du sol brun et par contre un taux de cendres nettement plus grand dans les litières des monolithes du podzol ce qui laisse deviner une activité mésofaunique importante.

Resumen

Se ha estudiado la influencia del espesor del horizonte A_{00} y del tipo de suelo sobre la descomposición de las hojas de haya introduciendo cantidades fuertes o débiles de hojas sobre monolitos de suelo (pardo o podsólico) conservados en condiciones naturales durante 7 meses. Las características físicas, químicas y mircrobiológicas de las hojas sometidas a las condiciones citadas, se compararon con las del horizonte A_{00} de un suelo pardo natural, con humus mull.

Las mayores semejanzas se observan entre las hojas de los monolitos con fuerte espesor de hojas, independientemente del tipo de suelo, que se caracterizan por una débil solubilización de materia orgánica, con débil absorción a 280 nm, y una microflora relativamente poco abundante. La evolución sufrida por las hojas de los monolitos con débil espesor de hojas, y muy particularmente de los situados sobre suelo pardo, es la más próxima de la de las hojas del mull

natural, con fuerte solubilización de materia orgánica, caracterizada por su elevada absorción a 280 nm, y comunidades fúngicas relacionadas, en las que los géneros *Penicillium y Paecilomyces* desempeñan un importante papel.

La influencia del tipo de suelo sobre la transformación de las hojas que yacen sobre él, es menos importante que la del espesor de la capa de hojas y se manifiesta especialmente cuando el espesor de hojas es débil, dando lugar a longitudes de micelio importantes y elevados contenidos de materia orgánica solubilizada, con fuerte absorción a 280 nm, en las hojas de los monolitos del suelo pardo y por el contrario tasas de cenizas netamente superiores en las hojas de los monolitos del podsol, lo que deja entrever una importante actividad de la mesofauna.

Summary

The influence of the litter deep and the soil type on beech leaves decomposition were studied introducing big or small amounts of beech leaves on soil (brown soil and podzol) monoliths kept in the field during 7 months. Fisical, chemical and microbiological characteristics of leaves were compared with those of the natural litter of a mull brown soil.

The leaves from the thick litter monoliths showed the more related characteristics, with independence of the soil type, being characterized by the low solubilization of organic matter, with low O. D. (280 nm), and by the greater microbiological poverty. The thin litter monoliths, specially the brown soil ones, were the nearest to the natural mull with strong solubilization of organic matter, characterized by its high O. D. (280 nm), and with related fungal communities, formed by *Penicillium* and *Paecilomyces* as the most important genera.

The soil type influence was lower than the deep litter one, though greater in the thin litter monoliths, and it was shown in the greater mycelial lengths and in the higher soluble matter, with strong O. D. (280 nm), content on brown soil and in the higher ash content of the leaves from the podzol monoliths, suggesting a strong activity of soil mesofaune.

Remerciements

Nous sommes reconnaissants à M. le Dr J. A. von Arx (CBS, Baarn) pour son aide en ce qui concerne l'identification des fructifications présentes sur les feuilles, à M. Kohler (Fac. Sciences, Univ. Nancy I) pour sa collaboration technique concernant les problèmes de microscopie électronique (MEB) et à M. le Prof. C. Ramirez (CSIC, Madrid) pour ses conseils et les facilités qu'il nous a procurées en ce qui concerne la réalisation des photos au microscope photonique.

Bibliographie

Bocock (K. L.), Gilbert (O.), Castck (C. K.), Twiin (D. C.), Waid (J. S.) et Woodman (M. J.), 1960. — Changes in leaf litter placed on the surface of soils with contrasting humus types. I Losses in dry weight of oak and ash leaf litter. *J. Soil Sci.*, **11**: 1-9.

Bonneau (M.), Duchaufour (P.) et Mangenot (F.), 1964. — Étude de l'humification de composts de sciure. *Ann. Inst. Pasteur*, **107**: 109-122.

COWLING (E. B.), 1960. — Methode for chemical analysis of decayed woods, No. 227. Forest Products Laboratory, Madison.

FRANKLAND (J. C.), 1974. — Importance of phase-contrast microscopy for examination of total fungal biomass by the agar-film technique. *Soil Biol. Biochem.*, **6**: 409-410.

JONES (P. C. T.) et MOLLISON (J. E.), 1948. — A technique for the quantitative estimation of soil microorganisms. *J. gen. Microbiol.*, **2**: 54-69.

LAST (F. T.), 1955. — Seasonal incidence of *Sporobolomyces* on cereal leaves. *Trans. Br. mycol. Soc.*, **38**: 221-239.

LOSSAINT (P.), 1959. — Étude expérimentale de la mobilisation du fer des sols sous l'influence des litières forestières. Thèse Doct. État, Université de Strasbourg.

MARTINEZ (A. T.) et RAMIREZ (C.), 1979. — Study of the microfungal community of an andosol. *J. Ecol.*, **67**: 305-319.

MIN SRENG, 1977. — Étude écologique des champignons filamenteux des litières de hêtre en milieu calcaire et acide dans l'Est de la France. Thèse Doct. Ing., Université de Nancy I.

OKAFOR (N.), 1967. — An ecological study of microbial chitin decomposition in soil. Dans Progress in Soil Biology. Édité par Graff (O.) et Satchel (J. E.), Briedr. Vierveg. & Sohn Gmbh., Braunschweig, 440-454.

PAPAVIZAS (G. C.) et DAVEY (C. P.), 1959. — Evaluation of various media and antimicrobial agents for isolation of soil fungi. *Soil Sci.*, **88**: 112-117.

POCHON (J.) et TARDIEUX (P.), 1962. — Techniques d'analyse en Microbiologie du Sol. Ed. de la Tourelle, St-Mandé.

RAPER (K. B.) et THOM (C.), 1968. — A manual of *Penicillia*. Hafner Publ. Co., New York et London.

SAITO (T.), 1956. — Microbiological decomposition of beech litter. *Ecol. Rev. (Japan)*, **14**: 141-147.

SAITO (T.), 1958. — The characteristics features of fungi taking part in the decomposition of beech litter. *Sci. Rep. Tôhoku Univ. 4th ser.*, **24**: 73-79.

SAITO (T.), 1960. — An approach to the mechanism of microbial decomposition of beech litter. *Sci. Rep. Tôhoku Univ. 4th ser.*, **26**: 125-131.

SAITO (T.), 1965. — Coactions between litter-decomposing hymenomycetes and their associate microorganisms during decomposition of beech litter. *Sci. Rep. Tôhoku Univ. 4th ser.*, **31**: 255-273.

SAITO (T.), 1966. — Sequential pattern of decomposition of beech litter with special reference to microbial succession. *Ecol. Rev. (Sendai)*, **16**: 245-254.

SELMI (M.), 1975. — Contribution à l'étude de l'humification des litières de hêtre dans l'Est de la France. Thèse Doct. Spécialité, Université de Nancy I.

THOMAS (A.), NICHOLAS (D. P.) et PARKINSON (D.), 1965. — Modification of the agar-film technique for assaying lengths of mycelium in soil. *Nature*, **205**: 105.

TOUTAIN (F.), 1974. — Étude écologique de l'humification des les hêtraies acidiphiles. Thèse Doct. État, Université de Nancy I.

WILLIAMS (W. T.), LAMBERT (J. M.) et LANCE (G. N.), 1966. — Multivariate methods in plant ecology. V Similarity analyses and information-analysis. *J. Ecol.*, **54**: 427-445.

APPENDICE 1

Principaux genres de champignons rencontrés avec des abondances relatives < 10 % ou isolés à partir d'un seul échantillon sur les différents milieux de culture.

DPYA — suspensions-dilutions : *Absidia, Acremonium, Aureobasidium, Chrysosporium, Circinella, Discosia, Gliocladium, Mucor* et *Verticillium*

— particules lavées : *Absidia, Arthrinium, Botryodiplodia, Cephalotrichum, Chrysosporium, Coniothyrium, Discosia, Mucor* et *Verticillium.*

Cellulose — suspensions-dilutions : *Cephalotrichum, Chaetomium, Cladosporium, Coniothyrium, Cytospora, Discosia, Mortierella, Mucor* et *Pyrenochaeta*

— particules lavées : *Aureobasidium, Botryodiplodia, Cladosporium, Coniothyrium, Cytospora, Discosia, Graphium, Melanospora, Mortierella* et *Mucor.*

Chitine : *Acremonium, Arthrinium, Melanospora, Mortierella, Mucor et Tricoderma.*

Technique de Last : *Cephalotrichum, Gliocladium, Melanospora, Mortierella* et *Paecilomyces.*

APPENDICE 2

Principales espèces du genre *Penicillium* rencontrées dans les différents milieux de culture (les moins abondantes entre parenthèses).

DPYA — suspensions-dilutions : *P. citrinum* fd *, *P. brevicompactum-P. stoloniferum, P. implicatum, P. paxilli (P. albidum, P. chrysogenum, P. citrinum, P. miczinskii, P. nigricans, P. rolfsii* et *P. verrucosum* var. *corymbiferum)*

— particules lavées : *P. citrinum* fd, *P. brevicompactum-P. stoloniferum, P. paxilli, P. citrinum, P. miczinskii, P. rolfsii (P. griseofulvum, P. implicatum, P. novae-zeelandiae, P. nigricans, P. roqueforti* et *P. verrucosum* var. *corymbiferum).*

Cellulose — suspensions-dilutions : *P. paxilli, P. citrinum, P. rolfsii, P. implicatum, P. novae-zeelandiae, (P. brevicompactum-P. stoloniferum, P. citrinum* fd et *P. nigricans)*

— particules lavées : P. *citrinum* fd, *P. novae-zeelandiae (P. brevicompactum-P. stoloniferum, P. citrinum, P. griseofulvum, P. nigricans* et *P. paxilli).*

Chitine : *P. brevicompactum-P. stoloniferum, P. miczinskii (P. citrinum* fd, *P. griseofulvum* et *P. novae-zeelandiae).*

Technique de Last : *P. citrinum* fd, *P. nigricans, P. brevicompactum-P. stoloniferum, P. citrinum (P. implicatum* et *P. novae-zeelandiae).*

* forme atypique divariquée.